

УДК 576.89:591.524.1+591.526

© 1991

РОЛЬ ПАРАЗИТОВ В РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

В. Н. Воронин

На основании анализа литературного и оригинального материала формулируется ряд положений об особенностях паразито-хозяиных отношений у водных беспозвоночных. Делается вывод о преимущественно популяционном уровне взаимоотношений паразитов и их беспозвоночных хозяев. Рассмотрены основные механизмы воздействия паразитов на численность хозяев. Основой для данной статьи послужил доклад, сделанный автором на чтении, посвященном памяти основоположника экологической паразитологии В. А. Догеля.

В водных беспозвоночных в основном паразитируют организмы той же природы, что и в позвоночных. При этом исходя из огромного разнообразия и специфики паразито-хозяиных отношений, мы сознательно ограничимся только рамками эукариотных паразитов и не будем рассматривать вирусы, риккетсий и бактерий, являющихся возбудителями инфекционных болезней. Тем не менее необходимо иметь в виду, что сейчас из водных членистоногих выделены десятки вирусов и бактерий, многие из которых вызывают остро-протекающие эпизоотии их хозяев.

В настоящее время в изучении паразитов водных беспозвоночных можно выделить три основных направления: 1. изучение паразитов из природных популяций хозяев с выяснением их биологии, жизненных циклов, распространения и патогенного воздействия. 2. выявление паразитов и изучение вызываемых ими болезней в ходе искусственного выращивания беспозвоночных. 3. оценка возможностей использования высокопатогенных форм паразитов для целенаправленной борьбы с вредными беспозвоночными, преимущественно с личинками кровососущих двукрылых и некоторых моллюсков (т. е. биометод).

Все эти направления тесно переплетены между собой и их выделение в значительной степени условно. Как правило, при выполнении исследований по первым двум направлениям предпочтение отдается тем водным беспозвоночным, которые представляют практическое значение, т. е. имеющим пищевую ценность для человека или выступающим в роли кормовых объектов для рыб и других позвоночных. Биометод также имеет четко выраженную практическую направленность; неудивительно, что в большинстве опубликованных работ по паразитам водных беспозвоночных в той или иной мере указывается степень патогенности возбудителя либо применительно к организму хозяина, либо к численности его популяции.

Регуляторная роль паразитов крайне разнообразна и во многом определяется их систематическим положением, биологией, древностью паразито-хозяиных отношений, а также экологией самих беспозвоночных.

Экология паразитов водных беспозвоночных чрезвычайно сложна и многообразна, что показано в обстоятельных обзорах Бауера (1978) и Гинецинской (1983). Кроме того, говоря о патогенном воздействии паразитов, необходимо четко представлять разницу в уровне организации беспозвоночных и позво-

ночных хозяев. Для первых, как правило, характерны короткий срок жизни, огромный репродукционный потенциал, высокая плотность популяции, но в то же время и примитивный иммунитет, представленный только неспецифическими факторами защиты такими, как лизоцим, фагоцитоз и инкапсуляция. Сведения о способности к выработке специфического, приобретенного и длительного иммунитета пока отсутствуют. В результате даже редкие случаи выздоровления не исключают повторного заражения беспозвоночных. Поэтому неудивительно, что, учитывая слабую их способность к защитным реакциям, взаимоотношения паразитов и их беспозвоночных хозяев принято рассматривать преимущественно на популяционном уровне (Anderson, May, 1981; Шульман, 1984). Тем не менее патогенность паразита определяется именно на организменном уровне и только в случае высокого процента заражения можно оценивать его последствия для популяции хозяина в целом.

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ПАРАЗИТОВ И БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

В зависимости от патогенности паразитов и некоторых их особенностей можно выделить как минимум четыре типа их взаимоотношений с хозяевами. При первом отношения носят явно антагонистический характер, и паразиты, проявляя высокую патогенность, обычно приводят своего хозяина к гибели, влияя как напрямую на численность популяции, так и опосредованно, через воздействие на репродукционный процесс. При втором (менее агрессивном) типе паразиты, развиваясь в органах размножения или тканях с запасными питательными веществами, не влияют прямо на жизнеспособность хозяина, но резко снижают его плодовитость, чем также оказывают влияние на численность популяции. При третьем — в роли паразитов выступают малопатогенные организмы либо комменсалы, в основном безвредные для своего хозяина, но при достижении ими высокой численности, способные воздействовать на некоторые функции организма, например дыхательную, двигательную и др. При последнем типе, характерном только для паразитов со сложным жизненным циклом, их воздействие на хозяина сводится к изменению его поведения или окраски, что способствует повышенной выедаемости зараженных беспозвоночных теми животными, в которых паразит может продолжить свое развитие.

Антагонистические отношения. Из паразитов с прямым развитием наибольшей патогенностью из одноклеточных выделяются микроспоридии и гаплоспоридии, а из многоклеточных — мермитиды. В то же время грегариины, инфузории и жгутиконосцы, а среди многоклеточных партениты trematod и паразитические ракообразные, как правило, не наносят существенного вреда хозяину. Можно было бы предположить, что древность происхождения и длительное существование беспозвоночных и их паразитов должны были сделать паразито-хозяйственные отношения достаточно совершенными и относительно безвредными для беспозвоночных. Тем не менее на примере таких высокоспециализированных паразитов, как микроспоридии, видно, что это не совсем так. В настоящее время из членистоногих описано более 800 видов микроспоридий, многие из которых паразитируют в водных насекомых и ракообразных. В ряде исследований показана высокая регулирующая способность микроспоридий по отношению к личинкам двукрылых. Так, на территории Узбекистана только у личинок москитов и комаров выявлен 31 вид микроспоридий, которые на 8—100 % заражают москитов и на 3.5—30.4 % — комаров (Ходжаева, 1988). Популяции москитов были заражены в 87.2 % обследованных водоемах, а комаров — в 58.5 %. При этом микроспоридии активно влияют на хозяина, удлиняя сроки личиночного развития на 8—12 дней с 2—3 дополнительными линьками как у москитов (Пушкарь, 1984), так и у комаров (Панкова, 1988), что позволяет паразиту завершить спорообразование. Однако не всегда высокая зараженность популяции хозяина микроспоридиями

приводит к снижению численности беспозвоночных, так, по нашим данным, гаммарусы в ручьях под Ленинградом заражены *Thelohania muelleri* в среднем на 70—80 %, но без видимых патологических изменений. Объясняется это тем, что паразит инвазирует только отдельные волокна поперечно-полосатой мускулатуры хозяина, не оказывая влияния на его двигательную и пищевую активность. При отсутствии хищных рыб в ручьях и низкой патогенности *Th. muelleri* высокий уровень численности популяции хозяина и паразита сохраняется примерно на одном уровне в течение многих лет наблюдений (Воронин, 1986а). Подобный пример, являющийся исключением для микроспоридий, очень характерен также для многих грегарин, которые, обычно паразитируя в кишечнике хозяина, оказывают на него незначительное патогенное влияние, хотя и экстенсивность, и интенсивность инвазии бывают довольно высокими (Кулаковская и др., 1986). Тем не менее и для грегарин известны случаи, когда их патогенное влияние не вызывает сомнений. В этом плане представляет интерес сообщение о 100%-ном заражении грегариной крилевого рака *Euphausia superba* в море Космонавтов (Авдеев, Вагин, 1987). В случае высокой интенсивности заражения, доходящей до 600 паразитов на рака, ткань его гепатопанкреаса полностью разрушается. К сожалению, при этом не указано влияние на общую жизнестойкость и плодовитость раков.

К паразитам, проявляющим высокую патогенность, относятся также гаплоспоридии. Наиболее часто эти простейшие поражают моллюсков, особенно устриц, как в естественных популяциях, так и на искусственных плантациях. Отмечены случаи, когда ежегодная смертность моллюсков от этих паразитов доходила до 50—60 % (Andrews, 1984). Особую озабоченность у специалистов в настоящее время вызывает относительно новое заболевание, возбудителем которого является близкая к гаплоспоридиям *Bonamia ostreae*, поражающая гемоциты моллюсков и вызывающая серьезные потери в устричных хозяйствах Европы (Balouet e. a., 1983).

Другие паразитические простейшие, в том числе жгутиконосцы и инфузории, менее патогенны. Из немногих случаев следует отметить сообщение о массовом поражении 13 видов морских амфиопод точно не определенной динофлагеллятой. На основании высокой численности паразитов в гемоцеле раков, был сделан вывод об их возможном участии в регуляции численности хозяина (Johnson, 1986). Другой *Isoneta*-подобный жгутиконосец вызвал высокую смертность личинок моллюска *Panope abrupta* при искусственном разведении (Kent e. a., 1987).

Известны также отдельные примеры высокой патогенности инфузорий, в первую очередь тетрахимен. Так, одна из популяций *Sialis lutaria* на протяжении пяти лет была в среднем на 60 % заражена специфичным видом тетрахимены. При этом все пораженные личинки погибали в июне-июле, когда численность инфузорий в среднем достигала 55 000 на хозяина (Batson, 1985). В личинках хирономид тетрахимены также иногда достигают высокой численности, заражая до 40 % популяции этих двукрылых (Barthelmes, 1960).

Из многоклеточных паразитов с простым жизненным циклом особой патогенностью для беспозвоночных отличаются круглые черви — мермитиды. Они широко распространены у личинок двукрылых. В отдельных биотопах личинки хирономид, кровососущих комаров и мошек в массе поражены ими. Так, по данным Восилите (1987), личинки хирономид в ряде тундровых озер Чаунской низменности были заражены мермитидами на 100 %, хотя в среднем по водоемам экстенсивность инвазии за 4 года исследований составила 16.6 %. Учитывая, что зараженные этими паразитами личинки двукрылых либо гибнут во время оккулирования, либо, если метаморфоз все же завершился, паразиты кастрируют имаго, мермитид совместно с микроспоридиями можно отнести к основным регуляторам численности личинок двукрылых в природе.

Все вышеприведенные примеры, несмотря на свою малочисленность и пестроту, позволяют заключить, что целый ряд паразитов, проявляя высокую патогенность на организменном уровне, в случае широкого распространения в популяции беспозвоночных могут оказать влияние на ее численность. При этом очаги с высокой экстенсивностью заражения могут быть как относительно постоянными, так и временными, редкими либо часто встречающимися. При этом ситуация во многом будет определяться не только патогенностью паразита, но и целым рядом экологических факторов, которые будут рассмотрены в дальнейшем.

Кастрация хозяина как паразитарная стратегия. Этот тезис, поставленный в заголовок статьи Будуэна (Baudoin, 1975), наиболее приемлем именно для паразитов водных беспозвоночных, хотя автор и переносит его на весь животный мир. Для Будуэна важна сама идея, что кастрация относительно безвредна для организма хозяина и при этом обеспечивает паразиту особую трофическую нишу, очень энергонасыщенную. Можно признать, что данная система паразито-хозяиных отношений является оптимальной для обеих сторон. Однако примеров таких отношений с участием позвоночных хозяев очень немного. Это можно объяснить, по нашему мнению, тем, что в данном случае у паразитов нет особой необходимости кастрировать хозяина по ряду причин. Во-первых, масса паразитов по отношению к массе зараженного ими позвоночного хозяина крайне мала, и хозяин без большого ущерба для себя может содержать этих «нахлебников». Во-вторых, учитывая большой срок жизни позвоночного хозяина, паразиту также выгодно находиться в нем длительный срок (измеряемый иногда годами), что в итоге позволяет даже небольшому числу паразитов (относительно безвредных для хозяина) произвести огромное количество потомства. И, в-третьих, учитывая относительно низкую плодовитость позвоночных, паразиту не выгодно их кастрировать, так как в этом случае численность хозяина может резко упасть, а это может привести и к исчезновению самого паразита как вида.

В то же время у беспозвоночных, учитывая небольшие размеры их тела, резервов для содержания паразитов практически нет. Поэтому такой возможный вариант как кастрация хозяина, выгоден паразиту, тем более что потенция размножения у беспозвоночных очень велика. У насекомых и низших ракообразных энергетические вещества накапливаются в жировом теле, и паразит активно размножается в нем, не повреждая другие ткани и органы. При слабо развитом жировом теле у беспозвоночных поражается сам яичник, и это также относительно безвредно для их организма, хотя может повлиять на численность популяции. Таким образом, при данной стратегии паразита его отношения с хозяином непосредственно переходят на популяционный уровень. При этом отрицательное влияние паразита может быть довольно ощутимым. Так, в специально поставленных опытах (Green, 1974) было показано почти десятикратное снижение плодовитости зараженных микроспоридиями дафний по сравнению со здоровыми. В ходе многолетних полевых наблюдений за популяцией *Daphnia pulex* также было показано ингибирующее влияние микроспоридии *Thelohania* sp. на численность хозяина (Brambilla, 1978).

В наших исследованиях на оз. Врево из копепод и кладоцер выделено почти 30 видов микроспоридий, поражающих в основном жировое тело и яичники этих раков. Во всех случаях в зараженных особях либо вообще не развивались яйца, либо их количество было крайне незначительно. Имеются также виды микроспоридий, паразитирующие только в гонадах и яйцах своих хозяев. Среди них широкое распространение имеет *Steinhausia mytilorum*, поражающая ооциты мидий. По данным Рыбакова и Холодковской (1987), в различных районах Черного моря как в естественных популяциях этих моллюсков, так и при их искусственном выращивании отмечается очень высокие экстенсивность и интенсивность заражения мидий, резко снижающая их воспроизводство.

Из других паразитических простейших, развивающихся преимущественно в яйцах раков и тем самым снижающих их численность следует отметить эвгленовых (Михайлов, 1972).

Из многоклеточных паразитов, резко снижающих плодовитость хозяев или кастрирующих их, наиболее многочисленны партениты трематод, биология которых обобщена в монографии Гинецинской (1968). Интересно отметить, что иногда, как это показано на примере заражения моллюска *Limnaea stagnalis* партенитами *Trichobilharzia ocellata*, кастрация даже способствует повышению скорости роста и выживаемости хозяина (Mc Clelland, Bougns, 1969). Несомненно практическое значение имеет высокая зараженность мидий партенитами трематод, и в первую очередь *Proctoeces maculatus* в условиях искусственного разведения моллюсков, что отрицательно сказывается на эффективности их воспроизводства (Мачковский, 1986). Заслуживает внимания и сообщение Грановича (1986) о компенсаторной роли здоровых особей *Littorina* в очаге значительного заражения их микрофаллидами группы «*rugataeus*» за счет повышения плодовитости здоровых моллюсков, что ведет к стабилизации паразито-хозяинной системы.

Большую разнообразную и очень специализированную группу животных, кастрирующих своих хозяев, представляют паразитические раки. Наибольшее распространение имеют корнеголовые и бопириды, паразитирующие в основном на морских высших ракообразных. Многие из них в случае высокой экстенсивности инвазии оказывают непосредственное влияние на численность популяции хозяев. Так, в одной из бухт Аляски из 114 отловленных особей голубого краба *Paralithodes platypus* 87 оказались заражены корнеголовыми раками. При этом ни одна из 47 инвазированных самок не несла яиц, хотя все незараженные самки (а их было только 5) имели яйца или молодь (Hawkes e. a., 1985). В другом сообщении указывается о заражении 50 % самок голубого краба корнеголовым раком (Tohnson e. a., 1986). Не меньшее влияние на популяцию хозяев оказывают бопириды. Установлен случай, когда экстенсивность заражения креветки *Palaemonetes argentinus* составила 29 %, причем яичники всех зараженных самок были атрофированы (Schuldt, Capitulo, 1985).

Еще одним, хотя и редко отмечаемым влиянием паразита на популяцию хозяина, является вызываемая им детерминация пола. Установлено, что такой способностью обладает микроспоридия *Octosporea effimans*, паразитирующая в бокоплаве *Gammarus duebeni*. Из пораженных этой микроспоридией яиц хозяина развивались только самки, что приводило к диспропорции в соотношении полов в популяции раков (Bulnheim, Vavra, 1968).

Таким образом, не вызывает сомнения, что различные группы паразитов успешно используют энергетические запасы гонад и половых продуктов беспозвоночных для своего существования, не вызывая при этом гибели хозяев. При этом паразито-хозяинные отношения полностью переносятся на популяционный уровень.

Проявление патогенности комменсалами. Помимо облигатных паразитов определенное патогенное влияние на беспозвоночных могут оказывать и комменсалы, особенно поселяющиеся на поверхности тела своих хозяев, т. е. эпифионты. По-видимому, главным фактором, определяющим их патогенность, является не систематическое положение и биология, а количество. Так, в ходе специального эксперимента показана прямая зависимость плодовитости *Daphnia magna* от числа поселившихся на ней коловраток *Brachionus rubens* (Green, 1974). Аналогичная работа выполнена Маркевичем и Ривьер (1975) и дала сходные результаты. Последние исследователи также показали, что инфузории *Epistylis* и *Opercularia*, в массе развиваясь на брюшке циклопов, мешают нормальному развитию яйцевых мешков и часто вызывают их преждевременный отрыв. В другом случае было установлено отрицательное влияние *Epistylis ovum* на культуру моин, разводимых в искусственных условиях

(Бойцова, 1979). Даже для таких крупных раков, как креветки, массовое развитие эпифионта *Zoothamnium sp.* оказалось нежелательным. Отрицательное влияние этого комменсала было особенно заметным в стрессовых ситуациях и при низком содержании кислорода в воде (Оверстрит, 1982).

Повышенная доступность хищнику. Одно из эволюционных «достижений» многих паразитов со сложным жизненным циклом заключается в приобретении ими способности, влиять на поведение зараженных беспозвоночных или изменять их окраску, что приводит к повышенной доступности этих животных хищнику, в котором паразит продолжает свое развитие.

Большой материал подобного рода приведен по личинкам 11 видов скребней, паразитирующих в ракообразных (бокоплавы, равноногие, ракушковые) и насекомых (Moore, 1984). Интересно отметить, что резкое изменение в поведении или окраске промежуточных хозяев наступает только после полного достижения цистакантами скребней инвазионного состояния (Seidenberg, 1973). В ходе специально поставленных опытов показана высокая эффективность подобной «стратегии» паразитов. Гаммарусы, зараженные личинками *Romphorhynchus laevis*, в 3 раза чаще становятся добычей рыб — их окончательных хозяев, чем здоровые (Brown, Thompson, 1986). Способностью изменять поведение зараженных беспозвоночных обладают и некоторые партениты и метацеркарии трематод. Так, гаммарусы, инвазированные метацеркарией *Microphallus papillorobustus*, собираются у поверхности воды, где становятся легкой добычей водоплавающих птиц (Helly, 1983). Михайлова (1986) отметила нарушение ритма приливно-отливных миграций у моллюсков рода *Littorina*, зараженных партенитами группы «*rugmaeus*». В результате эти моллюски становятся более доступны птицам — окончательным хозяевам этих трематод. Имеются и другие примеры подобного рода. Завершая обсуждение данных особенностей паразито-хозяйственных отношений, нельзя не согласиться с ранее высказанным мнением, что недооценка способности паразитов влиять на поведение хозяев в случае высокой экстенсивности заражения может привести к ошибочным экологическим выводам (Helly, 1983).

РОЛЬ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В РЕГУЛЯТОРНОМ ВОЗДЕЙСТВИИ ПАРАЗИТОВ

Условия обитания беспозвоночных во многом влияют на особенности паразито-хозяйственных отношений. В морях и океанах абиотические факторы среды гораздо стабильнее, чем во внутренних, а тем более во временных водоемах. В то же время биоценозы в крупных водоемах гораздо богаче и сложнее, чем в малых и временных. Поэтому в разных биотопах доминируют различные экологические факторы, в той или иной степени влияющие и на паразито-хозяйственные отношения. Самая примитивная популяционная модель таких отношений может сложиться в небольших или временных водоемах, где численность хозяина, как правило, не регулируется прессом хищников и может достигать значительных величин. При этом создаются благоприятные условия для заражения хозяев любыми паразитами и заселения их комменсалами, которые однако даже при высокой численности не способны полностью уничтожить популяцию беспозвоночного хозяина, хотя и могут значительно снизить ее численность. Сходная ситуация возникает при искусственном разведении беспозвоночных, при котором наряду с высокой плотностью хозяина могут действовать различные стрессовые факторы, способствующие усилиению патогенных свойств паразитов.

В крупных водоемах доминирующей особенностью, определяющей регуляторную роль паразитов, выступают локальное распределение зараженных животных (очаговость) и пресс хищников. Причины очаговости, по мнению Гинецинской (1983), объясняются в первую очередь различной плотностью

популяций беспозвоночных и их неравномерным распределением по водоему, что в свою очередь обусловлено малой подвижностью этих животных.

Пресс хищников, пытающихся водными беспозвоночными, может значительно воздействовать на их численность. При этом следует учитывать, что для рыб основной способ потребления раков — это индивидуальное, «поштучное» схватывание, при котором особое значение имеет заметность жертвы (Гиляров, 1987). В этих условиях в первую очередь выедаются не только сильно зараженные, ослабленные особи, отличающиеся от здоровых цветом и поведением, но даже раки, заселенные большим количеством малопатогенных эпифионтов делающих заметным хозяина и снижающих его подвижность. В этом случае позвоночные выступают в роли своеобразных санитаров популяций водных беспозвоночных, резко снижая их зараженность паразитами и эпифионтами.

Таким образом, в зависимости от отсутствия или наличия значительного количества хищников присутствуют две различные модели паразито-хозяиных отношений на популяционном уровне. В первом случае паразит выступает в роли регулятора численности хозяина, а во втором — сам вместе с хозяином подвергается элиминации, что приводит к снижению его численности. Примером могут служить микроспоридии, по нашим данным, в прудах, где нет рыб, экстенсивность заражения ими дафний достигает 18 % и более, в то время как в оз. Врево с богатой ихтиофауной находки зараженных раков единичны, в редких случаях зараженность достигает 1—2 % и только в одном случае — 11 % (Воронин, 1986).

Из других факторов, определяющих уровень зараженности беспозвоночных и способных влиять на патогенность паразитов, следует назвать сезонность и возраст хозяина. Эти два фактора в значительной степени взаимосвязаны. В зависимости от времени взятия гидробиологических проб мы имеем дело с различной плотностью и возрастным составом популяции. В период активного размножения беспозвоночных в ней преобладают молодые особи, которых паразиты еще не успели заразить или в которых они еще не достигли заметных размеров. В то же время при преобладании в популяции взрослых особей их зараженность достигает максимального уровня. В ряде случаев, наоборот, поражается преимущественно молодь, в то время как взрослые особи становятся невосприимчивы. Один из примеров с поражением молоди моллюска *Raplore abrupta* жгутиконосцем (Kent e. a., 1987) приведен выше. В другом случае молодь морского ушка рода *Haliothis* в условиях марикультуры заражалась простейшим рода *Labyrinthuloides*, что приводило почти к 100 %-ной гибели пораженных моллюсков. С возраста около 1 года моллюски приобретают устойчивость к заражению (Bower, 1987).

Иногда при заражении паразитами личинок насекомых возможны случаи скачкообразного увеличения экстенсивности инвазии. На примере кровосuckingих комаров, зараженных микроспоридиями, Панкова (1988) показала, что это происходит в результате задержки оккулирования зараженных личинок, в то время как здоровые особи претерпевают дальнейший метаморфоз и превращаются в имаго. В результате в определенный период зараженность популяции личинок комаров на фоне снижения ее численности резко возрастает, что приводит к завышению фактических данных. Следовательно, при изучении патогенного влияния паразитов и зараженности популяции беспозвоночных необходимо проведение длительных и регулярных наблюдений с учетом биологии и жизненных циклов хозяев.

В целом подводя итог изложенному материалу, следует согласиться с выводами Андерсона и Мей (Anderson, May, 1981) о том, что паразиты с низкой патогенностью имеют тенденцию к большему преобладанию в популяции, но при этом оказывают меньшее влияние на динамику численности своих хозяев, в то время как паразиты с высокой патогенностью, вносящие вклад в регуляцию этой численности, будут характеризоваться низкой встречаемостью.

Как правило, в ходе исследований по заражению водных беспозвоночных паразитами мы имеем дело с локально-неравновесными системами, хотя в целом в ареале паразита его взаимоотношения с хозяином хорошо сбалансированы и достаточно стабильны, что позволяет ему успешно существовать как виду. Одним из немногих, но впечатляющим примером разбалансированной системы является ракья чума. Появившись в конце прошлого века в Европе, эта болезнь, возбудителем которой является гриб *Aphanomyces astaci*, за короткий срок уничтожила почти всю популяцию речных раков в водоемах на территории всей Европы, дойдя до Волги (Арнольд, 1900). В дальнейшем массовые эпизоотии этой болезни неоднократно уничтожали раков на обширных территориях нашей страны. Чрезвычайно высокие контагиозность и патогенность возбудителя по отношению к хозяевам свидетельствуют об относительно молодой паразито-хозяинной системе. Существует мнение (Spitz, 1971), что гриб был завезен с североамериканского континента, где он отмечен у американского сигнального рака *Pacifastacus leniusculus* Dana, хотя и не наносит ему существенного вреда. Пересядя на новых хозяев (европейские речные широкопалый и длиннопалый раки) возбудитель проявил высокую агрессивность по отношению к ним. Данный пример представляет как теоретический интерес, так и имеет определенное практическое значение. Первое заключается в познании механизмов высокой контагиозности и патогенности паразита, способствующих преодолению барьерных и защитных сил организма нового хозяина. Второе заключение в наглядном доказательстве возможных катастрофических последствий бесконтрольных перевозок беспозвоночных.

ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Несмотря на большое количество приведенных фактических данных, исследования по паразитам водных беспозвоночных явно отстают от исследований паразитов рыб и других позвоночных. В значительной мере это происходит из-за недооценки возможной регуляторной роли паразитов в гидробиологических исследованиях, особенно связанных с продукционными процессами. При этом упускают из вида, что, кроме высокопатогенных паразитов, которые, как правило, хотя и летальны для хозяев, но относительно редко встречаются, на популяцию беспозвоночных воздействуют и слабопатогенные, снижая плодовитость хозяев. Дальнейшие исследования в этом направлении послужат накоплению нового материала и его теоретическому осмыслению.

Интересной, но малоизученной областью исследований является иммунитет у водных беспозвоночных. Пример ракьей чумы свидетельствует о том, что в старых сложившихся паразито-хозяинных системах, кроме известных уже механизмов защиты, по-видимому, существуют и другие, возможно, генетического порядка.

Очень актуальным направлением является определение роли стресса в усилении патогенного воздействия паразитов на водных беспозвоночных хозяев. Особое значение последнее направление приобретает в условиях повсеместно ухудшающейся экологической ситуации. Не исключено, что те или иные паразиты водных беспозвоночных могут стать своеобразными тестобъектами для оценки качества водной среды.

Несомненно, что дальнейшее развитие получит аквакультура, в том числе разведение пищевых и кормовых водных беспозвоночных. При этом предполагается высокая концентрация беспозвоночных в условиях ограниченного пространства, что способствует размножению паразитов и усилению их патогенного воздействия на хозяев. В данной ситуации разработка эффективных лечебно-профилактических мероприятий будет возможна только на основе глубокого знания биологии и жизненных циклов паразитов.

Биологический метод борьбы с вредными водными беспозвоночными (личин-

ки кровососущих насекомых, отдельные виды моллюсков) в настоящее время рассматривается как весьма перспективный в свете его высокой специфичности и безвредности для окружающей среды. Большим сюрпризом для специалистов стали сообщения, что ряд микроспоридий из комаров развивается с участием промежуточных хозяев, в роли которых выступают копеподы. Таким образом, в данной области исследований необходим комплексный подход, включающий сбор данных по видовому составу паразитов, их жизненным циклам, биологии и патогенному воздействию как на организменном, так и на популяционном уровне.

Несомненно, что в изучение паразитов водных беспозвоночных и их патогенного воздействия на хозяев сделаны только первые шаги, которые требуют продолжения.

С п и с о к л и т е р а т у р ы

А в д е е в В. В., В а г и н А. В. О патогенном воздействии грекарини *Cephaloidophora pacifica* Avdeev на организм *Euphausia superba* Dana // Паразитология. 1987. Т. 21, вып. 6. С. 741—742.

А р н о л ь д И. Н. Заметка о рачьей чуме и современном состоянии рачьего промысла на Волге // Вест. рыбопром. 1900. Т. 15, вып. 6—7. С. 335—345.

Б а у е р О. Н. Роль паразитов в пресноводных экосистемах. // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1978. Т. 22. С. 237—244.

Б о й ц о в а И. Л. Сидячие инфузории отряда *Peritrichia* как комменсалы водных организмов: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1979. 24 с.

В о р о н и н В. Н. Распространение микроспоридий у *Gammarus pulex* L. в Ленинградской области // Паразиты и болезни водных беспозвоночных. М., 1986а. С. 26—27.

В о р о н и н В. Н. Микроспоридии ракообразных // Протозоология. 1986б. Вып. 10. С. 137—166.

В о с и л и т о в Б. С. Зараженность хирономид мермитидами в условиях Северо-Западной Чукотки и описание нового вида из рода *Brevimermis* // Рукопись деп. ВИНИТИ. 1987. № 8681—В87. С. 2—13.

Г и л я р о в А. М. Факторы, определяющие выбор жертв при питании пресноводных рыб зоопланктоном // Вопр. ихтиол. 1987. Т. 27, вып. 3. С. 446—457.

Г и н е ц и н с к а я Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука, 1968. 263 с.

Г и н е ц и н с к а я Т. А. Экология паразитов беспозвоночных // Тр. БИНИИ ЛГУ. 1983. Т. 34. С. 189—210.

Г р а н о в и ч А. И. Воздействие пресса паразитов на репродуктивную структуру популяций моллюска *Littorina saxatilis* // Паразиты и болезни водных беспозвоночных. М., 1986. С. 37—39.

К у л а к о в с к а я О. П., З г е р с к а я Е. В., С е н ы к А. Ф. К изучению паразитов ручейников в водоемах Карпат // Паразиты и болезни водных беспозвоночных. М., 1986. С. 78—79.

М а р к е в и ч Г. И., Р и в ь е р И. К. Влияние эпифионтных беспозвоночных на копепод и кладоцер // Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1975. С. 49—52.

М а ч к е в с к и й В. К. Актуальные вопросы изучения трематод — паразитов черноморских мидий // Паразиты и болезни водных беспозвоночных. М., 1986. С. 101—102.

М и х а й л о в В. К. Становление и эволюция паразитизма среди *Euglenoidina* (Flagellata) // Паразитология. 1972. Т. 6., вып. 1. С. 3—7.

М и х а й л о в а Н. А. Нарушение ритма приливно-отливных миграций у моллюсков *Littorina obtusata* и *L. saxatilis* зараженных партенитами трематод // Паразиты и болезни водных беспозвоночных. М., 1986. С. 106—108.

О в е р с т р и т Р. М. Некоторые паразитологические аспекты выращивания креветок в США // Паразитология. 1982. Т. 16, вып. 5. С. 360—364.

П а н к о в а Т. Ф. Микроспоридии кровососущих комаров в Томском Приобье: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Алма-Ата, 1988. 17 с.

П у ш к а р ь Е. Н. Микроспоридии мошек Украины: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Баку, 1984. 20 с.

Р ы б а к о в А. В., Х о л о д к о в с к а я Е. В. Паразиты и комменсалы мидий в Северо-Западной части Черного моря // Биология моря. Вып. 2. 1987. С. 22—29.

Х о д ж а е в а Л. Ф. Микроспоридии кровососущих двукрылых семейств *Simuliidae*, *Culicidae* Узбекистана: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Ташкент, 1988. 21 с.

Ш у л ь м а н С. С. Паразитизм у одноклеточных животных // Протозоология. 1984. Вып. 9. С. 4—18.

А n d r e w s J. D. Epizootiology of haplosporidian diseases affecting oysters // Comp. Pathobiol. N. Y.; London, 1984. Vol. 7. P. 243—269.

А n d e r s o n R. M., M a y R. M. The population dynamics of microparasites and their invertebrate hosts // Phil. Trans. Roy. Soc., B. 1981. Vol. 291. P. 451—524.

Balouet G., Poder M., Cahour A. Haemocytic parasitosis: morphology and pathology of lesions in the French flat oyster *Ostrea edulis* // Aquaculture. 1983. Vol. 34, N 1—2. P. 1—14.

Barthelmes D. *Tetrahymena parasitica* (Penard 1922) Corliss 1952 als parasit in Larven vom Chironomus plumosus // Ztsch. Fischer. 1960. Bd 9. H. 3/4. S. 273—288.

Batson B. S. A paradigm for the study of insect-ciliate relationships: *Tetrahymena sialidos* sp. n. (Hymenostomatida; Tetrahymenidae) parasite of larval *Sialis lutaria* (Linn.) // Phil. Trans. Roy. Soc., B. 1985. Vol. 310. P. 123—144.

Baudoin M. Host castration as a parasitic strategy // Evolution. 1975. Vol. 29. P. 335—352.

Bower S. M. The life cycle and ultrastructure of a new species of thraustochytrid (Protozoa: Labyrinthomorpha) pathogenic to small abalone // Aquaculture. 1987. Vol. 67, N 1—2. P. 269—272.

Brambilla D. J. Microsporidiosis in a *Daphnia pulex* population // Hydrobiologia. 1983. Vol. 99. P. 175—188.

Brown A. F., Thompson D. B. A. Parasite manipulation of host behaviour: acanthocephalans and shrimps in the laboratory // J. Biol. Educ. 1986. Vol. 20, N 2. P. 121—127.

Bulnheim H. P., Vavra J. Infection by the microsporidian *Octosporea effiminans* sp. n. and its sex-determining influence in the amphipod *Gammarus duebeni* // J. Parasitol. 1986. Vol. 54, N 2. P. 241—248.

Green J. Parasites and epibionts of Cladocera. // Trans. Zool. Soc. London. 1974. Vol. 32, N 6. P. 423—515.

Hawkes C. R., Clayton R., Meyers T. R., Shirley T. C. Parasitism of the blue king crab, *Paralithodes platypus*, by the rhizocephalan, *Briarosaccus callosus* // J. Invertebr. Pathol. 1985. Vol. 45, N 2. P. 252—253.

Heilly S. Un mode de favorisation de la transmission parasitaire: la manipulation du comportement de l'hôte intermédiaire // Rev. ecol. 1983. Vol. 38, N 2. P. 221—223.

Johnson P. T. Parasites of benthic amphipods: Dinoflagellates (Duboscquidiida: Syndinidae) // Fish. Bull. 1986. Vol. 84, N 3. P. 605—614.

Johnson P. T., Macintosh R. A., Somerton D. A. Rhizocephalan infection in blue king crabs, *Paralithodes platypus*, from Olga Bay, Kodiak Island, Alaska // Fish. Bull. 1986. Vol. 84, N 1. P. 177—184.

Kent M. L., Elston R. A., Nerad T. A., Sawyer T. K. An *Isonema*-like flagellate (Protozoa: Mastigophora) infection in larval geoduck clams, *Panope abrupta* // J. Invertebr. Pathol. 1987. Vol. 50, N 3. P. 221—229.

McClelland G., Bourne T. K. R. Effects of *Trichobilharzia ocellata* on growth, reproduction and survival of *Lymnaea stagnalis* // Exp. Parasitol. 1969. Vol. 24, N 1. P. 137—146.

Moore J. Altered behavioral responses in intermediate hosts — an acanthocephalan parasite strategy // Amer. Natur. 1984. Vol. 123, N 4. P. 572—577.

Schuldt M., Capitulo A. R. Biological and pathological aspects of parasitism in the branchial chamber of *Palaemonetes argentinus* (Crustacea: Decapoda) by infestation with *Probopyrus cf. oviformis* (Crustacea: Isopoda) // J. Invertebr. Pathol. 1985. Vol. 45, N 2. P. 139—146.

Seidenberg A. Jj. Ecology of the acanthocephalan, *Acanthocephalus dirus* (Van Cleave, 1931) in its intermediate host, *Asellus intermedius* Forbes (Crustacea: Isopoda) // The Journ. Parasitol. 1957. Vol. 59, N 6. P. 957—962.

Spitz R. Resistente, amerikanische Krebse arbeiten die europäischen, der Krebspest orliegenden Astaciden // Oesterreichs Fischerei. 1971. H. 2/3. S. 21—29.

ГосНИОРХ, Ленинград

Поступила 4.4.1990

ROLE OF PARASITES IN REGULATION OF AQUATIC INVERTEBRATES POPULATIONS

V. N. Voronin

Key words: parasites, aquatic invertebrate, regulation

S U M M A R Y

On the basis of published and original data some statements on peculiarities of host-parasite interactions of aquatic invertebrates are formulated. Chief inference is that these interactions are expressed mostly on populational level. Some mechanisms are shown how the parasites can influence the number of invertebrates population.